云 南 植 物 研 究 2005，27 (6)：639～643
Acta Botanica Yunnanica

不同海拔火绒草叶绿体超微结构的比较

何 涛[1]，吴学明[2]，张改娜[1]，王学仁[1]，贾敬芬[1]

(1 西北大学生命科学学院，西安 710069；2 青海师范大学生物系，青海 西宁 810008)

摘要：利用透射电镜对生长于青藏高原东北部 3 个不同海拔地区 (2 300 m、2 700 m 和 3 800 m) 的火绒草叶绿体超微结构进行了比较观察。结果发现，随着海拔的升高，叶绿体结构差异明显。海拔 2 300 m 处，叶绿体呈扁船形，沿细胞壁分布，基粒片层排列整齐，片层可达 32 层；海拔 2 700 m 处，叶绿体呈扁船形，沿细胞壁分布，基粒片层排列不规则，片层下降到十几层，类囊体出现轻微膨大；海拔 3 800 m 处，叶绿体呈圆形，位于细胞中央，基粒片层则严重扭曲，片层只有几层，类囊体膨大严重，出现脂质小球。研究表明，火绒草叶绿体结构的变化是对逆境的一种适应，是青藏高原特殊生态条件长期胁迫的结果。

关键词：火绒草；海拔梯度；叶绿体超微结构

中图分类号：Q 942.4　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253 - 2700 (2005) 06 - 0639 - 05

Comparative Study on Chloroplast Ultrastructure of *Leontopodium leontopodioides* Grown at Different Elevations

HE Tao[1]，WU Xue-Ming[2]，ZHANG Gai-Na[1]，WANG Xue-Ren[1]，JIA Jing-Fen[1*]

(1 *School of Life Sciences*，*Northwest University*，Xian 710069，China；2 *Department of Biology*，*Qinghai Normal University*，Xining 810008，China)

Abstract: The chloroplast ultrastructures of *Leontopodium leontopodioides* distributed in the northeast of Qinghai-Xizang plateau at altitute of 2300，2700 and 3800 m were observed respectively with TEM . The result demonstrated that the chloroplast ultrastructure exhibited a varied proclivity in the shape，thylakoid and number of grana lamellae with increasing elevation . In both populations at altitutes of 2300 and 2700 m，they are shuttle-or boat-shaped and scattered along cell wall，but those from lower altitute provided with grana lamellae not less than thirty-two and arranged regularly，whereas those from higher altitute merely provided with gana lamellae not more than twenty and with a slightly swelling thylakoid . In the population at altitude of 3800 m，the chloroplasts become round and locate at the cell center with grana lamellae not more than ten in seriously distorting arrangement and with an obviously swelling thylakoid . All swelling thylakoids occur a lot of lipid droplets . It was suggested that the chloroplast variations of *Leontopodium leontopodioides* aforementioned above were caused by long-time stress of habitat factors at different al-

---

通讯联系人 Author for correspondence

收稿日期：2005 - 03 - 28，2005 - 05 - 30 接受发表

作者简介：何涛 (1972 -) 男，汉族，博士研究生。

titudes of Qinghai-Xizang plateau . It is an adaptation of the plant to the environment .

Key words: *Leontopodium leontopodioides*; Height gradient; Chloroplast ultrastructure

火绒草 (*Leontopodium leontopodioides*) 属菊科，主要生长于海拔 2 200～3 800 m 的山地阳坡，为多年生草本植物。目前，对青藏高原地区高山植物超微结构的研究已有报道 (吴学明，1997b；杜军华等，2001；何涛等，2004)，但较为零星，大规模的深入研究尚未开展，而对叶绿体随海拔梯度的适应性变化的研究甚少 (魏捷等，2000)。为此，本文以生长于青藏高原东北部 3 个不同海拔地区的火绒草为材料，观察并比较了其叶肉细胞中叶绿体的超微结构变化，并分析了这种结构变化与生态环境之间的关系，旨在揭示高山植物适应生态环境的结构特征，为高山植物的生理、生态学研究提供结构学方面的理论依据。

1 材料与方法

1.1 实验区概况

实验区为青藏高原东北部 3 个不同海拔地区：西山、老爷山和达坂山。(1) 西山位于西宁市西南部，东经 101°46′，北纬 36°37′，海拔 2 600 m，气压低，属青藏高原大陆性半干旱气候。太阳辐射强烈，年总辐射量为 588 kJ·cm^{-2}。年平均降水 371.2 mm，年平均气温为 5.6℃，年内无霜期一般在 150～200 d 左右。(2) 老爷山位于西宁市大通县桥头镇东侧北川河畔，东经 101°38′～101°41′，北纬 36°56′～37°01′，海拔 2 928 m，地势高耸，空气稀薄，属青藏高原大陆性气候。太阳辐射强烈，年总辐射量达 575～617 kJ·cm^{-2}。昼夜温差大，年平均气温日较差为 14.7℃。年平均气温为 2.8℃，年降水量为 508 mm，年内无霜期一般在 70～120 d 左右。(3) 达坂山位于青海省海北州门源县南部，东经 100°55′～102°41′，北纬 37°5′～37°59′，是祁连山一级山脉，平均海拔 4 200 m，空气稀薄，属青藏高原大陆性气候。为高寒区，气候极端寒冷，年平均气温低于 0℃，昼夜温差大，年平均气温日较差为 11.6～17.5℃。太阳辐射强烈，年总辐射量高达 546～646 kJ·cm^{-2}。年降水量为 482 mm。无霜期很短，全年无绝对无霜期。由于海拔高，气温低，植物的生长季节十分短促，期间经常出现霜冻以及雪、雹、大风等天气。

1.2 方法

在植物生长旺季 (7～8 月)，分别采集生长于西山海拔 2 300 m 处、老爷山海拔 2 700 m 处和达坂山海拔 3 800 m 处阳坡的火绒草，取植株生长健壮的全受光叶片中部，避开大叶脉，切割成 1 mm^2 的小块，立即投入 4% 戊二醛溶液中固定 12 h，并用其冲洗 2 次，再用 2% 的锇酸固定 4 h，乙醇系列脱水，丙酮过渡，Epon 812 包埋，ULPRACUT-EXINXIN 型超薄切片机切片，切片厚度为 60 nm，醋酸双氧铀 - 柠檬酸铅双染，日立 H-800 透射电子显微镜观察并照相。

2 观察结果

电镜观察表明，生长于不同海拔地区的火绒草，叶绿体结构差异明显。生长于海拔 2 300 m 处的火绒草，叶绿体基粒片层排列整齐、致密，结构清晰，片层可达 32 层 (图 1：1，2)；生长于海拔 2 700 m 处的火绒草，基粒片层排列不规则，片层下降到十几层，类囊体出现轻微膨大 (图 1：3，4)；生长于海拔 3 800 m 处的火绒草，基粒片层则严重扭曲，片层只有几层，类囊体膨大严重，类囊体膨大最宽处可达 0.14 μm，出现脂质小球 (图 1：5，6)。此外，随着海拔的升高，叶绿体的形状有向圆形转变的趋势。在海拔 2 300 m 和 2 700 m 处的火绒草叶肉细胞中，叶绿体呈梭形或扁船形，沿细胞壁分布 (图 1：1)；而在海拔 3 800 m 处的火绒草中，叶绿体呈椭圆形或圆形，并且位于细胞中央 (图 1：5)。

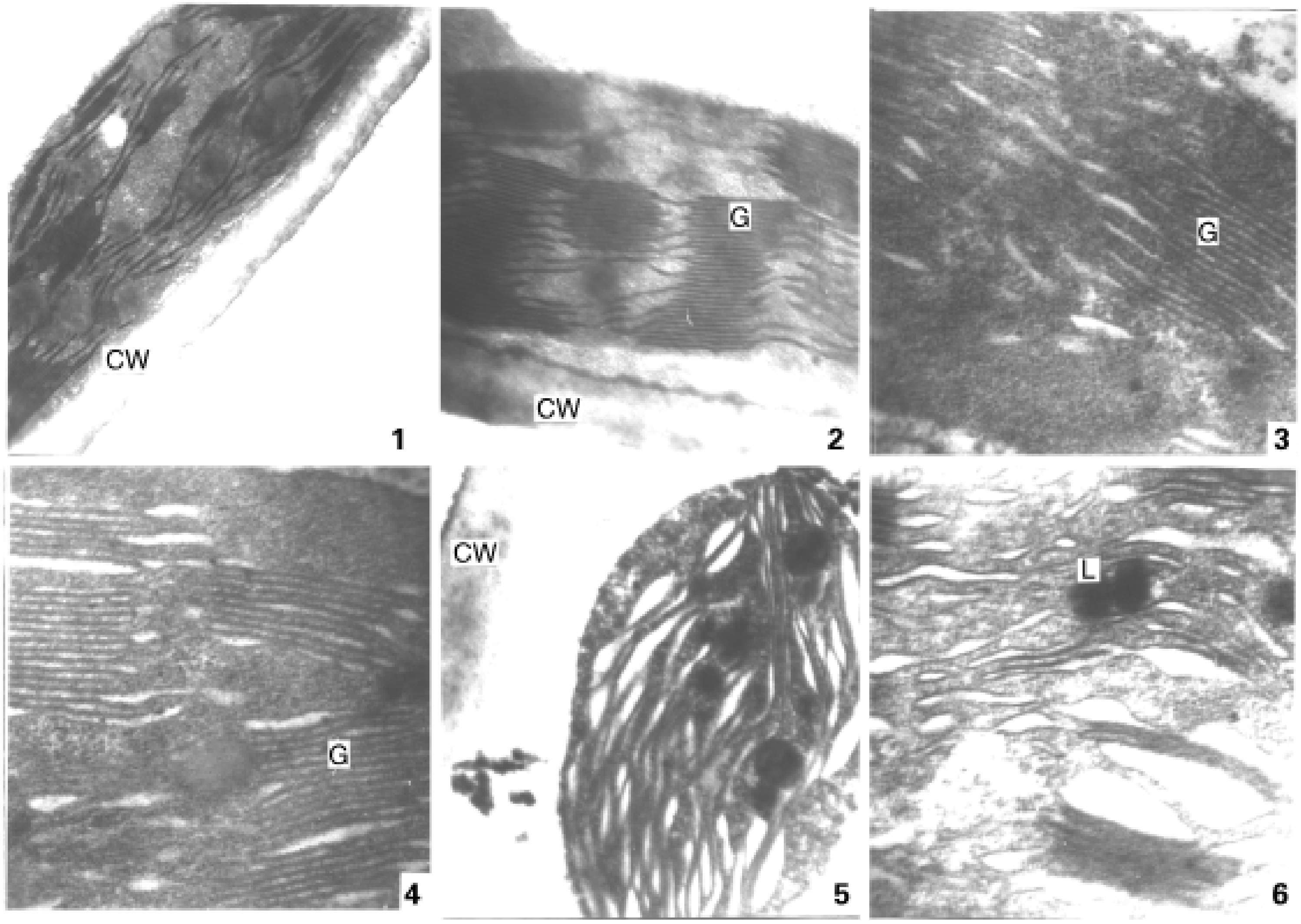

图 1　G．基粒；CW．细胞壁；L．脂质小球　1，2．海拔 2 300 m 处，叶绿体呈扁船形，沿细胞壁分布，基粒结构清晰，基粒片层排列整齐，片层数多。×20 000，×40 000；3，4．海拔 2 700 m 处，叶绿体基粒片层排列不规则，片层数较少，类囊体轻微膨大。×70 000，×70 000；5，6．海拔 3 800 m 处，叶绿体呈圆形，位于细胞中央，基粒片层扭曲，片层数少，类囊体膨大严重，出现脂质小球。×30 000，×70 000

Fig．1　G．Grana；CW．Cell wall；L．Lipid droplet　1，2．The boat-shaped chloroplasts arranged along the cell wall，with numerous grana lamellae arranged regularly in *Leontopodium leontopodioides* grown at an elevation of 2 300 m．×20 000，×40 000 respectively；3，4．A few of lamellae in granas arranged irregularly，with thylakoids swelled slightly，within the chloroplast of *Leontopodium leontopodioides* grown at an elevation of 2 700 m．×70 000；5，6．Fewer lamellae distorted in granas with thylakoids swelled heavily，within a round chloroplast full of lipid droplets located in the centre of cells in *Leontopodium leontopodioides* grown at an elevation of 3 800 m．×30 000，×70 000 respectively

3　讨论

环境是植物生存和发展的条件（卢存福等，1998)。高山环境具有强日辐射、低温、低气压等不利于植物生长的生态条件（魏捷等，2000)，生长于这一区域的植物，由于长期受环境中生态因子的胁迫，在形态、结构以及生理功能上均发生了一定变化，发育了一些适应该环境的特殊结构和生理机制。

3.1　关于基粒的叠垛程度

Anderson 和 Aro（1994）研究指出，在低温、高光强环境下生长的植物，其叶绿体中类囊体膜减少，基粒片层叠垛程度降低。在高山地区，低温与高光强同时存在，并且随着海拔的升高，太阳辐射增强，温度降低。火绒草叶绿体基粒叠垛程度随海拔的升高而下

降，可能与低温和强辐射有关。低温可以改变类囊体膜上 LHCⅡ（光系统Ⅱ捕光天线色素复合物）结合脂及其脂肪酸的组成，使 LHCⅡ寡聚体解聚，而 LHCⅡ在类囊体膜垛叠的调节方面起重要作用（许春晖等，1997）。高海拔地区昼夜温差大，无绝对无霜期，植物在生长季内常常会遭到低温和霜冻的危害。低温使水的粘度升高，根细胞的渗透性下降，使植物体对水分的吸收量减少，从而导致了“生理干旱”(吴学明，1997b)。这种“生理干旱”对植物叶绿体的结构也有一定的影响。研究表明，水分胁迫降低了植物的光合磷酸化过程，是叶绿体基粒片层叠垛程度降低的原因之一（陈燕等，2003）。丘运兰（1994）在对玉米的研究中发现，强辐射对叶绿体基粒的发育起负效应。强辐射使叶绿体中 LHCⅡ减少，导致叶绿体基粒片层叠垛程度降低（Anderson and Aro，1994）。高山植物具有较少的基粒片层，可以避免捕获过多光能而对叶绿体造成伤害。因此，随着海拔的升高，叶绿体基粒叠垛程度降低是火绒草对高山地区强辐射和低温环境的一种适应。

此外，在对火绒草叶片光合特性的研究中发现，随着海拔的升高，其叶绿素含量呈降低的趋势（将另文报道）。有研究指出（Anderson，1973），基粒形成的程度与叶绿体内叶绿素含量是直接相关的。本实验的发现为这种看法提供了直接的结构学证据。叶绿素位于类囊体膜上，基粒片层数减少降低了叶绿素含量。

3.2 关于类囊体的膨大

研究表明，在逆境条件下，叶绿体类囊体会出现不同程度的膨大现象（史兰波和李云荫，1990；贾恢先和赵曼容，1990；Zoran and Davied，1991），本实验在对火绒草的观察中也发现了类似现象。在火绒草叶绿体中，类囊体的膨大可能与高山地区的低温与强辐射有关。低温引起冷敏感植物光合机构的伤害在光照条件下比在黑暗中更为严重（Powles 等，1983；Van Hasselt and Van Berlo，1980）。在人为胁迫条件下，叶绿体类囊体膨大是逆境对植物伤害的一种表现，其结果是类囊体解体，细胞趋向于死亡，这是植物对外界不良环境的一种“被动”反应（史兰波和李云荫，1990；陈燕等，2003）。对于自然生长于高山环境中的火绒草来说，尽管其类囊体也出现了膨大，但其叶绿体结构仍保持完整。因此，高山植物类囊体的膨大与人为胁迫条件下植物类囊体的膨大有一定的区别。高山植物类囊体的膨大可能是对特殊环境的一种适应，是长期自然选择的结果，这一点与盐生植物类囊体的膨大相似（贾恢先和赵曼容，1990；郑文菊等，1999）。生长于高山地区的植物，最初其类囊体的膨大也是一种伤害性表现，由于长期受高山特殊环境的胁迫，为了生存，它们在结构和功能上沿着适应这一环境而选择，逐渐达到与环境的统一，类囊体膨大由最初的伤害逐渐演变成抵抗高山逆境的标志。这种膨大的类囊体可以作为 CO_2 和 O_2 的储库，在一定程度上弥补了高山地区大气中 CO_2 和 O_2 的不足，保证了光合作用的正常进行（吴学明，1997a）。

另外，在火绒草叶肉细胞中，随着海拔的升高，叶绿体由规则的扁船形变为圆形或近似圆形，同时，在分布上趋向于向细胞中央移动。这与魏捷等（2000）在高山植物珠芽蓼中的观察相类似。资料显示，在人为高温干旱（陈燕等，2003）和水分（史兰波和李云荫，1990）胁迫条件下，叶绿体也会出现形状变圆，位置内移的现象，并认为叶绿体的这种变化是对逆境胁迫的一种反映。光照是影响叶绿体发育的一个重要条件，在高山植物中，叶绿体形状变圆，可能与强辐射有关。高山地区辐射较强，光能相对丰富甚至过剩，

叶绿体位置内移，这对于减少光线的直接穿透，避免强辐射的灼伤是有益的，是叶绿体对高山环境的一种“巧妙”适应。

〔参　考　文　献〕

Anderson JM，1973．Composition of the photosystems and chloroplast structure in extreme shade plants［J］．*Biochim Biophys Acta*，325：573—585

Anderson JM，Aro E，1994．Grana stacking and protection of Photosystem Ⅱ in thylakoid membranes of higher plant leaves under sustained high irradiance：an hypothesis［J］．*Photosynthesis Research*，41：315—526

Cheng Y（**陈燕**），Zheng XL（**郑小林**），Zeng FH（**曾富华**），*et al*，2003．Alterations in leaf cellular ultrastructure of two winter-lawn grasses species subjected to high temperature and soil drought stress［J］．*Acta Bot Boreal-Occident Sin*（**西北植物学报**），23（2）：304—308

Du JH（**杜军华**），Wu XM（**吴学明**），Diao ZM（**刁治民**），*et al*，2001．The study of ultrastructure of chloroplast on *Arenaria tapanchanensis* and *Chrysosplenium nudicaule* in alpine plant［J］．*Acta Bot Boreal-Occident Sin*（**西北植物学报**），21（5）：1031—1034

He T（**何涛**），Wu XM（**吴学明**），Zhang WJ（**张文静**），*et al*，2004．The study of correlative location between chloroplast and mitochondria in alpine plants［J］．*Acta Bot Boreal-Occident Sin*（**西北植物学报**），24（4）：728—731

Jia HX（**贾恢先**），Zhao MR（**赵曼容**），1990．A study on the ultrastructure of chloroplast of typical saline plants［J］．*Acta Bot Boreal-Occident Sin*（**西北植物学报**），10：70—72

Lu CF（**卢存福**），Jian LC（**简令成**），Kuang TY（**匡廷云**），1998．Freezing hardiness in alpine plants［J］．*Chin Bull Bot*（**植物学通报**），15（3）：17—22

Powles SB，Berry JA，Bjorkman O，1983．Interaction between light and chilling temperature on the inhibition of photosynthesis in chilling sensitive plants［J］．*Plant Cell Environ*，6：117—123

Qu YL（**丘运兰**），1994．Biological effect of seeds of *Zea mays* after the stress of spacial factors［J］．*J South China Agric Univ*（**华南农业大学学报**），15

Shi LB（**史兰波**），Li YY（**李云荫**），1990．Effects of water stress on several physiological indexes and ultrastructure of chloroplast in winter wheat seedlings［J］．*Plant Physiol Commun*（**植物生理学通讯**），2：28—31

Van Hasselt PR，Van Berlo HAC，1980．Photooxidation damage to the photosynthetic apparatus during chilling［J］．*Physiol Plant*，50：52—56

Wei J（**魏捷**），Yu H（**余辉**），Kuang TY（**匡廷云**），*et al*，2000．Ultrastructure of *Polygonum viviparum* L grown at different elevations on Qinghai plateau［J］．*Acta Phytoecol Sin*（**植物生态学报**），24（3）：304—307

Wu XM（**吴学明**），1997a．The study of ultrastructure of chloroplast on *Polygonum aviculare* and *Plantago asiatica* at Qinghai-Tibet plateau［J］．*Acta Bot Boreal-Occident Sin*（**西北植物学报**），17（4）：551—555

Wu XM（**吴学明**），1997b．The analysis of ultrastructure of photosynthetic membrane on *Cremanthodium discoideum* and *Aconitum tangutcum* in alpine plant［J］．*Acta Bot Boreal-Occident Sin*（**西北植物学报**），17（5）：98—102

Xu CH（**许春晖**），Chen ZQ（**陈志强**），Wang KB（**王可玢**），*et al*，1997．Effects of chilling injury on the thylakoid membrane of cucumber chloroplasts［J］．*Acta Bot Sin*（**植物学报**），39（12）：1143—1146

Zheng WJ（**郑文菊**），Wang XL（**王勋陵**），Shen YY（**沈禹颖**），1999．A study on the ultrastructure of assimilative organs of some plants in saline habitate［J］．*J Chin Elec Micro Soc*（**电子显微学报**），18（5）：507—512

Zoran R，Davied DC，1991．Chloroplast structure after water shortage and high temperature in two lines of *Zea mays* L．that differ in drought resistance［J］．*Bot Gaz*，152：186—194